

LUCAS NOGUEIRA

**EFEITO DO ALAGAMENTO NA ONTOGÊNESE E ESTRUTURA DAS
RAÍZES DE *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (TILIACEAE)**

CURITIBA

2006

LUCAS NOGUEIRA

**EFEITO DO ALAGAMENTO NA ONTOGÊNESE E ESTRUTURA DAS
RAÍZES DE *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (TILIACEAE)**

Monografia apresentada à disciplina Estágio II -
Botânica (BB 035), como requisito parcial à
conclusão do Curso de Ciências Biológicas na
modalidade de Bacharelado, Departamento de
Botânica, Setor de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Cleusa Bona.

CURITIBA

2006

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus por Sua presença, proteção e ajuda em todos os momentos da minha vida.

Aos meus pais Antonio Carlos Nogueira (pelo apoio, conselhos e exemplo irrepreensível de vida familiar e profissional) e Maria da Graça P. Nogueira (pelas inúmeras palavras de incentivo, orações e pelo amor incondicional prestado em todas as ocasiões). À minha irmã Fernanda M. Nogueira pela grande amizade, paciência e fidelidade em inúmeras situações.

À minha namorada, amiga, colega de profissão e companheira fiel Elaine L. Köb por estar ao meu lado me incentivando, apoiando e ajudando com paciência, dedicação e organização.

À minha orientadora Prof^a.Dr^a Cleusa Bona pela confiança prestada, paciência, profissionalismo e acima de tudo pelo imenso conhecimento que adquiri sob sua orientação.

Ao técnico do Laboratório de Botânica Estrutural Nilson não só pelas inúmeras ajudas na parte prática deste trabalho, mas principalmente pela amizade, incentivo e apoio prestados.

Ao Engenheiro Florestal Murilo pela interdisciplinaridade e confiança estabelecida através da parceria deste trabalho com sua tese em relação a montagem do experimento, análise morfológica das plantas e análise estatística dos dados.

Ao graduando e futuro biólogo Ricardo pela imensa colaboração nas secções das amostras e confecção das lâminas. À mestre Marcielle pelo "socorro " e ajuda imediata na inclusão do material.

À minha família e aos meus amigos e colegas de curso que me apoiaram e me incentivaram nesta jornada.

Às inúmeras colaborações e incentivo dos amigos e colegas do laboratório Alessandra, Ciane, Elaine, Giovanna, Isabel, Katiane, Makeli, Renata e Ricardo.

Aos professores e mestres Gedir e Juliana pela paciência, dedicação e colaboração na leitura da monografia.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iii
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	v
RESUMO	vi
1 INTRODUÇÃO	01
2 OBJETIVOS	02
2.1 OBJETIVO GERAL.....	02
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	02
3 REVISÃO DE LITERATURA	03
3.1 LENTICELAS HIPERTRÓFICAS.....	03
3.2 RAÍZES ADVENTÍCIAS.....	04
3.3 HIPERTROFIA DA BASE DO CAULE.....	04
3.4 AERÊNQUIMA.....	05
4 MATERIAL E MÉTODOS	06
4.1 MONTAGEM DO EXPERIMENTO E COLETA.....	06
4.2 ANÁLISE ANATÔMICA.....	06
4.3 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	07
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO	08
6 CONCLUSÃO	16
7 REFERÊNCIAS	17

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURAS 1 e 2 – Base do caule de <i>Luehea divaricata</i> após 60 dias de alagamento; 1. Detalhe das raízes adventícias (RA); 2. Detalhe das lenticelas hipertrofiadas (setas).....	08
FIGURAS 3 a 6 – Secções longitudinais do ápice radicular; 3. Raiz lateral da planta do tratamento controle; 4. Região do promeristema da raiz lateral da planta do tratamento controle; 5. Raiz lateral da planta do tratamento alagado; 6. Raiz adventícia da planta do tratamento alagado.....	10
FIGURAS 7 a 10 – Secções transversais do ápice radicular ainda envolto pela coifa; 7. Aspecto geral do ápice da raiz lateral da planta do tratamento alagado; 8. Detalhe da endoderme (en) com atividade meristemática na raiz lateral da planta do tratamento controle; 9. Elementos vasculares com quatro pólos distintos na raiz lateral da planta do tratamento controle; 10. Detalhe da endoderme (en) com atividade secretora na raiz lateral da planta do tratamento alagado.....	12
FIGURAS 11 a 15 – Secções transversais a 1cm do ápice radicular; 11. Raiz lateral da planta do tratamento controle; 12. Raiz lateral da planta do tratamento alagado; 13. Raiz adventícia da planta do tratamento alagado; 14. Raiz lateral da planta do tratamento controle evidenciando o periciclo (seta) e a endoderme com atividade secretora (es); 15. Raiz lateral (rl) originada de divisões do periciclo da raiz adventícia da planta do tratamento alagado.....	14
TABELA 1 – Valores médios em μm dos diâmetros total da raiz (D_T), das células corticais (D_{CC}), do cilindro vascular (D_{CV}) e do raio do córtex (R_C) em raízes de <i>Luehea divaricata</i> submetidas aos tratamentos controle e alagado 60 dias.....	15
TABELA 2 – Valores médios de área (A_L) e porcentagem de área lacunar ($\%_{AL}$) em raízes de <i>Luehea divaricata</i> submetidas aos tratamentos controle e alagado 60 dias.....	15

RESUMO

Luehea divaricata Martius & Zuccarini (Tiliaceae) é uma espécie decídua, heliófita, seletiva higrófila, característica das Florestas Aluviais, ou seja, das matas ciliares e de galeria. Para melhor compreender o seu comportamento sob alagamento, plantas com cinco meses de idade foram mantidas com umidade à capacidade de campo e comparadas com outras submetidas à imersão em água por 60 dias. Foram avaliadas diferenças na estrutura da raiz e na ontogênese dos tecidos das raízes adventícias e laterais. Amostras das raízes foram coletadas, fixadas em FAA 50, incluídas em hidroxietilmetacrilato e preparadas em lâminas permanentes. Foi feita análise qualitativa e quantitativa com mensuração dos diâmetros total da raiz, do cilindro vascular, das células corticais, raio do córtex e área lacunar. Os dados foram avaliados aplicando-se ANOVA e as médias comparadas pelo teste de Tukey através do programa MSTAT-C. Durante os 60 dias de alagamento houve formação de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas. As raízes laterais e adventícias exibem estrutura tetrarca. A coifa, nas raízes adventícias das plantas alagadas, apresenta-se mais desenvolvida quando comparada às raízes das plantas controle. Na região a 1cm do ápice, as células epidérmicas foram semelhantes nas raízes do controle e alagado. O córtex possui espaços intercelulares pequenos e predominantemente triangulares nas plantas controle, enquanto que nas plantas alagadas os espaços são ligeiramente maiores e irregulares. O cilindro vascular apresenta periciclo uniestratificado e quatro pólos de xilema. As médias referentes à área lacunar, diâmetro total da raiz, das células corticais e raio do córtex não apresentaram diferenças significativas, enquanto que as médias do diâmetro do cilindro vascular diferiram estatisticamente entre as raízes adventícias das plantas alagadas e as raízes laterais do controle. Os resultados obtidos demonstram que não ocorreram grandes alterações anatômicas na estrutura celular do ápice e a um centímetro do ápice das raízes de *L. divaricata*, indicando que esta espécie é capaz de suportar inundações de curta duração.

1 INTRODUÇÃO

O alagamento, que se relaciona com o regime pluviométrico, com a topografia local, com o traçado dos rios e os tipos de solo, é o maior condicionante da vegetação em florestas ciliares (MEDRI et al., 2002). As plantas, em geral, apresentam modificações morfológicas e anatômicas quando submetidas ao alagamento (SCULTHORPE, 1967). Estas alterações, muitas vezes, facilitam a difusão do oxigênio da parte aérea para as raízes e a absorção de nutrientes sob baixa concentração de oxigênio (MEDRI et al., 2002), permitindo a sobrevivência da espécie em ambiente alagado.

De acordo com ARMSTRONG et al. (1994), a falta de oxigênio, seja completa (anoxia) ou parcial (hipoxia), leva as raízes a um estresse. Conseqüentemente, as plantas respondem a essa condição com maior ou menor eficiência, permitindo a distinção entre espécies tolerantes e sensíveis.

As florestas ciliares são caracterizadas pela heterogeneidade florística e estrutural e apresentam considerável complexidade e biodiversidade. Desta forma, sua ausência altera as condições desse ecossistema, gerando desequilíbrio ecológico de grandes dimensões. Nas florestas ciliares existem áreas sujeitas a inundações periódicas ou esporádicas. Sendo assim, a vegetação nestas áreas é determinada pela frequência, intensidade e duração das inundações. Em virtude deste fator condicionante, existem poucas espécies que toleram períodos de inundação do solo (MEDRI et al., 2002).

Luehea divaricata Martius & Zuccarini, conhecida popularmente por açoita-cavalo, é encontrada na Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, eventualmente no Cerrado e encraves vegetacionais da Região Nordeste (CARVALHO, 1994). Ela é uma planta decídua, heliófita, seletiva higrófito, característica das Florestas Aluviais, ou seja, das matas ciliares e de galeria (LORENZI, 1992), vegetando indiferentemente em terrenos secos ou úmidos, rasos ou pedregosos, com drenagem regular e textura arenosa a argilosa (CARVALHO, 1994). Por ser uma planta pioneira de rápido crescimento, *L. divaricata* é recomendada nos reflorestamentos mistos de áreas degradadas de preservação permanente (LORENZI, 1992), principalmente nas margens de rios e em áreas com o solo permanentemente encharcado, pois ela é capaz de

suportar inundações periódicas de rápida duração e encharcamento moderado (CARVALHO, 1994).

O estudo das características adaptativas das plantas submetidas ao alagamento é de extrema importância, visto que fornece informações sobre espécies potencialmente adaptadas e tolerantes ao alagamento que poderão ser utilizadas na recomposição de áreas ciliares degradadas. Como *L. divaricata* suporta inundações rápidas, pretende-se analisar quais as características anatômicas que facilitam a sobrevivência dessa em terrenos alagados.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Analisar a ontogênese e estrutura anatômica das raízes de plantas jovens de *Luehea divaricata* Martius & Zuccarini submetidas a um período de alagamento de 60 dias.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analisar a ontogênese dos tecidos das raízes adventícias e das raízes secundárias do sistema pivotante das plantas em capacidade de campo e com 60 dias de alagamento;

- Descrever a estrutura celular das raízes adventícias e das raízes secundárias do sistema pivotante das plantas em capacidade de campo e com 60 dias de alagamento;

Com esses objetivos, pretende-se verificar se o alagamento altera a estrutura celular do ápice e a um centímetro do ápice das raízes de *L. divaricata*.

3 REVISÃO DE LITERATURA

O alagamento do solo reduz a disponibilidade de oxigênio para a planta. No entanto, determinadas espécies, quando submetidas ao alagamento, respondem com alterações morfo-anatômicas (MEDRI et al., 1998). Desta forma, as principais modificações morfológicas e anatômicas observadas em plantas alagadas são: hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias (KOLB et al., 1998; MEDRI et al., 1998; RUBIN FILHO e MOURÃO 2002); hipertrofia da base do caule (PIMENTA et al., 1996; MEDRI et al., 1998); formação de aerênquima (MEDRI et al., 1998; WATKIN et al., 1998; SCHUSSLER & LONGSTHRETH, 2000; ARRUDA & CALBO, 2004); abscisão de folhas (PIMENTA et al., 1996); redução do crescimento e do desenvolvimento das plantas (KOLB et al., 1998; MEDRI et al., 1998).

3.1 LENTICELAS HIPERTRÓFICAS

As lenticelas são estruturas comuns de caules e raízes, aparecendo externamente como massas de células afrouxadas, com muitos espaços intercelulares, as quais se salientam através de uma fissura na periderme (ESAU, 1974). As lenticelas aparecem na superfície da planta, principalmente do caule, como pequenas manchas claras, de contorno lenticular, oval, circular ou irregular. Elas desempenham função importante nas trocas gasosas entre o vegetal e o meio (SOUZA, 2003).

Em plantas de locais alagados, as lenticelas podem se tornar hipertrofiadas, o que pode otimizar as trocas gasosas em razão de sua maior superfície de contato, facilitando a difusão do ar para a planta (MEDRI et al., 2002). Segundo ARMSTRONG et al. (1994), a proliferação de lenticelas hipertrofiadas, nas espécies lenhosas, está freqüentemente associada a um intenso e localizado aumento da atividade felogênica logo acima do nível da água.

MEDRI et al. (1998) observaram inúmeras lenticelas hipertróficas nas plantas de *Peltophorum dubium* submetidas ao alagamento. Além disso, estes autores citam que nas lenticelas hipertróficas das plantas sob alagamento, a análise cito-histológica evidenciou células com áreas significativamente

maiores que as células das lenticelas das plantas no tratamento controle. RUBIN FILHO e MOURÃO (2002) também observaram, na base da raiz principal e do caule de *Luehea divaricata*, diferenciação de lenticelas hipertrofiadas após 40 dias de alagamento. Estas lenticelas se caracterizavam pela não suberização do tecido complementar e pelo arranjo frouxo de suas células, das células do felogênio e da feloderme.

3.2 RAÍZES ADVENTÍCIAS

As raízes adventícias se originam em partes aéreas das plantas (caules e, algumas vezes, folhas), em caules subterrâneos ou mesmo em regiões mais velhas das próprias raízes. Elas se formam nas proximidades dos tecidos vasculares (na região do periciclo) e crescem entre os tecidos localizados ao redor do seu ponto de origem. Além disso, as raízes adventícias podem se desenvolver em plantas intactas crescendo em condições naturais ou após sofrerem algum tipo de estímulo (APPEZZATO-DA-GLÓRIA e HAYASHI, 2003).

De acordo com ARMSTRONG et al. (1994), espécies tolerantes a ambientes hipóxicos parecem ser estimuladas a produzirem novas raízes superficiais, quando sob alagamento, a partir de núcleos de proliferação de células felogênicas localizados próximos do nível da água.

KOLB et al. (1998) constataram, após 60 dias de alagamento, a presença de raízes adventícias em plantas de *Sebastiania commersoniana*. Também foi verificada a formação de raízes adventícias em plantas de *Sesbania virgata* cultivadas em solo alagado por 20 dias (MEDRI et al., 2002).

3.3 HIPERTROFIA DA BASE DO CAULE

O espessamento da base do caule nas plantas submetidas ao alagamento se deve principalmente à formação de aerênquima, que acontece em resposta ao maior afrouxamento e distensão das células internas ao felogênio, talvez com a participação de células remanescentes do córtex (PIMENTA et al., 1996).

MEDRI et al. (1998) observaram, após 20 dias de alagamento, uma crescente e significativa diferença nas espessuras das bases dos caules das plantas de *Peltophorum dubium* quando comparadas às plantas do controle. PIMENTA et al. (1996) também constataram um aumento significativo da espessura da base do caule das plantas de *Jacaranda puberula*, submetidas ao alagamento, quando comparadas com as plantas mantidas na capacidade de campo.

3.4 AERÊNQUIMA

O estresse causado pela baixa concentração de oxigênio em solos alagados é minimizado nas plantas que formam um tecido caracterizado por contínuos espaços intercelulares (SCHUSSLER e LONGSTHRETH, 2000), os quais facilitam o transporte de oxigênio da parte aérea para a raiz e reduzem a hipoxia nas raízes.

O aerênquima é composto de células e de espaços intercelulares pequenos ou amplos e/ou por lacunas preenchidas com ar (SMIRNOFF e CRAWFORD, 1983). Estes espaços intercelulares podem ser esquizógenos, quando resultam da separação de células, ou lisígenos, quando ocorre destruição de células (ESAU, 1974).

Um dos prováveis fatores que provocam a formação de aerênquima em plantas cultivadas em solos hidromórficos é a elevação nos níveis de etileno durante o alagamento (BRAILSFORD, 1993). Estudos mais recentes envolvendo análise molecular e celular têm descrito que a formação de aerênquima envolve um mecanismo de morte celular programada. Segundo SCHUSSLER e LONGSTHRETH (2000), o aerênquima radicular é formado primeiramente por uma lise (colapso) das células do córtex da raiz, indicando que há um mecanismo de morte celular programada.

ARRUDA & CALBO (2004) relataram que a alta porosidade das raízes da carnaúba (*Copernicia prunifera*), mesmo em plantas que não foram expostas ao alagamento, indica que a formação de aerênquima é uma característica genética que se expressa mesmo sob aeração abundante.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 MONTAGEM DO EXPERIMENTO E COLETA

As sementes foram coletadas de cinco árvores matrizes preferencialmente localizadas nas proximidades do rio Iguaçu, nos arredores de Curitiba – PR, e germinadas diretamente em vasos de 12 cm de diâmetro por 20 cm de altura, contendo substrato eutrófico com grande porcentagem de matéria orgânica.

Após cinco meses, as mudas foram plantadas em vasos contendo solo e esses acomodados em bacias plásticas de 25 litros. Foram montados dois experimentos, em estufa do tipo túnel, durante o período de janeiro/2005: um mantido com umidade à capacidade de campo (controle) e outro com imersão em água por 60 dias. Com exceção das bacias do controle, as demais foram completamente enchidas de água, resultando na submersão das mudas até a altura de 2 cm acima do colo. Para cada tratamento foram realizadas cinco repetições, utilizando-se cinco mudas em cada repetição.

A coleta de raízes adventícias e de raízes secundárias (sistema pivotante) das mudas de *L. divaricata* foi realizada após 60 dias da montagem do experimento (março/2005). De cada planta (repetição) dos tratamentos foram coletadas amostras do ápice da raiz e a 1cm do ápice. Essas foram fixadas em FAA 50 (formol, ácido acético e álcool 50%) por 48 horas (JOHANSEN, 1940) e armazenadas em álcool etílico 70%.

4.2 ANÁLISE ANATÔMICA

As amostras foram incluídas em hidroxietilmetacrilato (historresina Leica), seccionadas em micrótomo de rotação, coradas com azul de toluidina (O'BRIEN et al., 1965) e montadas de forma permanente em resina sintética (Permount®). Para análise da ontogênese foram realizadas secções longitudinais e transversais sequenciais do ápice e, para análise quantitativa, secções transversais das amostras a 1cm do ápice.

As análises microscópicas e registros fotográficos foram realizados em microscópio fotônico da marca ZEISS com câmera fotográfica digital (Sony

Cyber-Shot P200[®]) acoplada. Para efetuar a análise quantitativa, foram feitas mensurações do diâmetro total da raiz (D_T), do diâmetro das células do córtex (D_{CC}), do diâmetro do cilindro vascular (D_{CV}), do raio do córtex (R_C), da área lacunar do córtex (A_L) e da porcentagem de área lacunar ($\%_{AL}$).

Para mensuração dos diâmetros e do raio do córtex, 25 secções transversais das raízes laterais e adventícias dos tratamentos controle e alagado foram analisadas em microscópio fotônico com ocular micrometrada. O valor obtido foi multiplicado pelo fator de correção respectivo à objetiva utilizada na observação, obtendo-se assim o valor real (em micrometros) de cada diâmetro e raio.

Na mensuração da área lacunar foram feitos cinco desenhos do tecido, para cada tratamento, em microscópio fotônico com câmara clara acoplada sob uma área conhecida. Esses desenhos foram digitalizados em scanner e as respectivas áreas estimadas através do programa Sigma Scan Pro (version 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). Com os dados de área total conhecida e área lacunar, foi possível calcular a porcentagem de área lacunar.

4.3 ANÁLISE ESTATÍSTICA:

Foram calculadas as médias e desvio padrão de todas as variáveis quantitativas. Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo Teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade, utilizando-se o programa MSTAC-T[®], a fim de verificar se existem diferenças significativas entre as médias dos tratamentos analisados.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

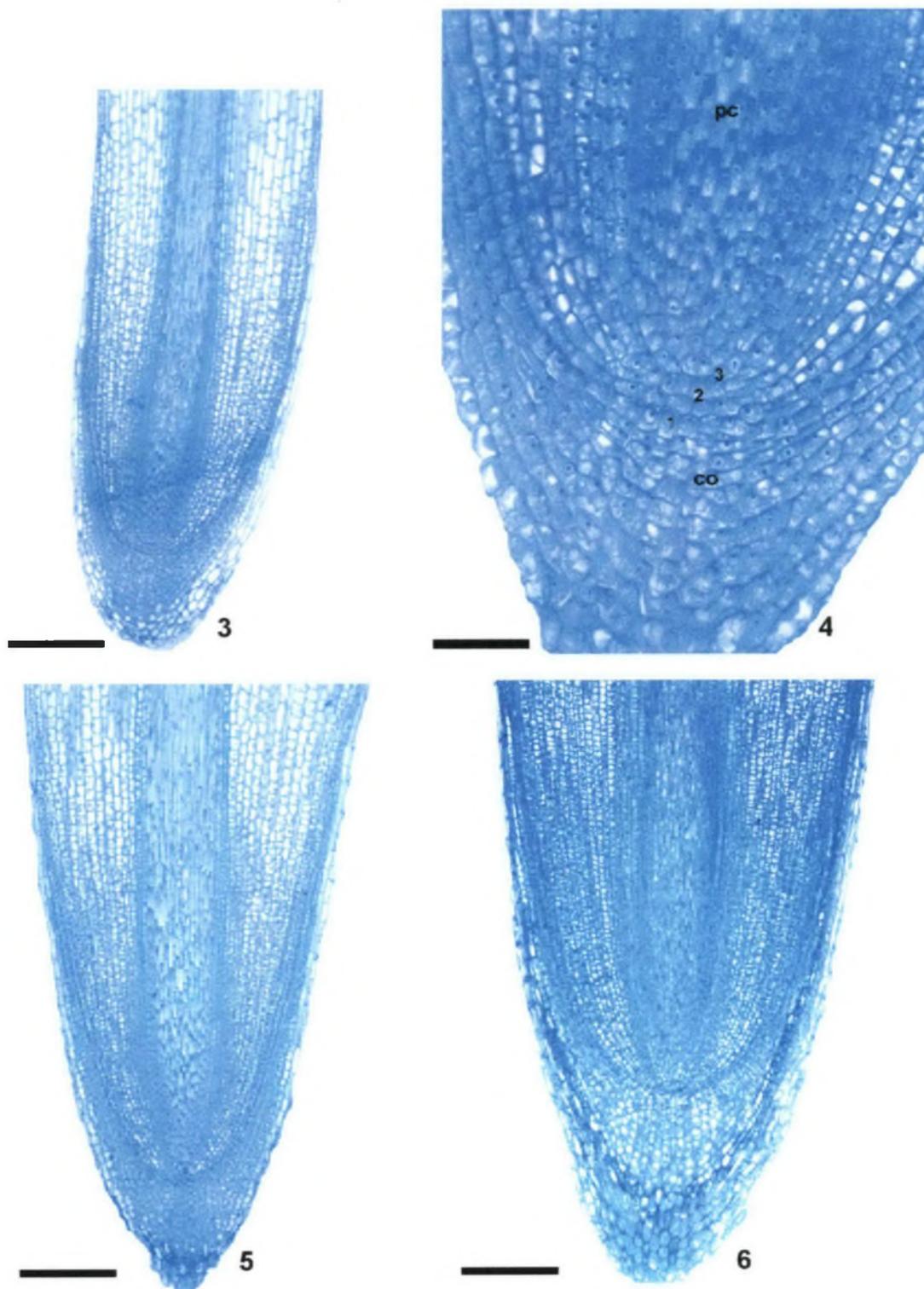
Após 60 dias de alagamento houve formação de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas na base do caule de *Luehea divaricata* (Figuras 1 e 2). RUBIN FILHO e MOURÃO (2002) também verificaram, para a mesma espécie, a formação de lenticelas hipertrofiadas e o desenvolvimento de raízes adventícias após 40 dias de alagamento. Em plantas que sofrem alagamento, as lenticelas podem se tornar hipertrofiadas a fim de otimizar as trocas gasosas em razão de sua maior superfície de contato, facilitando a difusão do oxigênio do ar para a planta (MEDRI et al., 2002). Lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias também foram registradas para *Peltophorum dubium* e *Sebastiania commersoniana*, respectivamente, quando submetidas ao alagamento (MEDRI et al., 1998; KOLB et al., 1998).

Figuras 1 e 2. Base do caule de *Luehea divaricata* após 60 dias de alagamento; 1. Detalhe das raízes adventícias (RA); 2. Detalhe das lenticelas hipertrofiadas (setas).



O ápice radicular em secção longitudinal evidencia uma estrutura típica de eudicotiledônea. A coifa, das raízes adventícias das plantas do tratamento alagado, apresenta-se muito desenvolvida, enquanto que nas raízes laterais do mesmo tratamento e do controle ela é menos desenvolvida (Figuras 3, 5 e 6). RESENDE (1996) também verificou que as raízes adventícias de *Neptunia plena* em solo alagado apresentam coifa ligeiramente mais desenvolvida que a coifa da raiz principal em solo que não sofre alagamento. Por outro lado, tanto no ambiente aquático quanto no terrestre, a coifa das raízes de *Bacopa salzmanii* e *B. monnierioides* é pouco desenvolvida e não sofre alterações com a mudança do ambiente (BONA; MORRETES, 2002). Segundo RICHARDSON (1955) apud ESAU (1974), as raízes que normalmente crescem no solo podem se apresentar destituídas de coifa quando cultivadas em água. Entretanto, plantas que se desenvolvem na água freqüentemente possuem coifas muito desenvolvidas (ESAU, 1974). A estrutura geral do meristema não difere entre as plantas dos tratamentos alagado e controle. BONA e MORRETES (2002) observaram que a estrutura apical da raiz de *Bacopa salzmanii* e *B. monnierioides* é semelhante nos ambientes aquático e terrestre. Na região do promeristema, em secção longitudinal, ocorrem três camadas distintas (Figura 4): a camada mais externa origina a epiderme e coifa, a camada intermediária forma o córtex e a camada interna dá origem ao cilindro vascular.

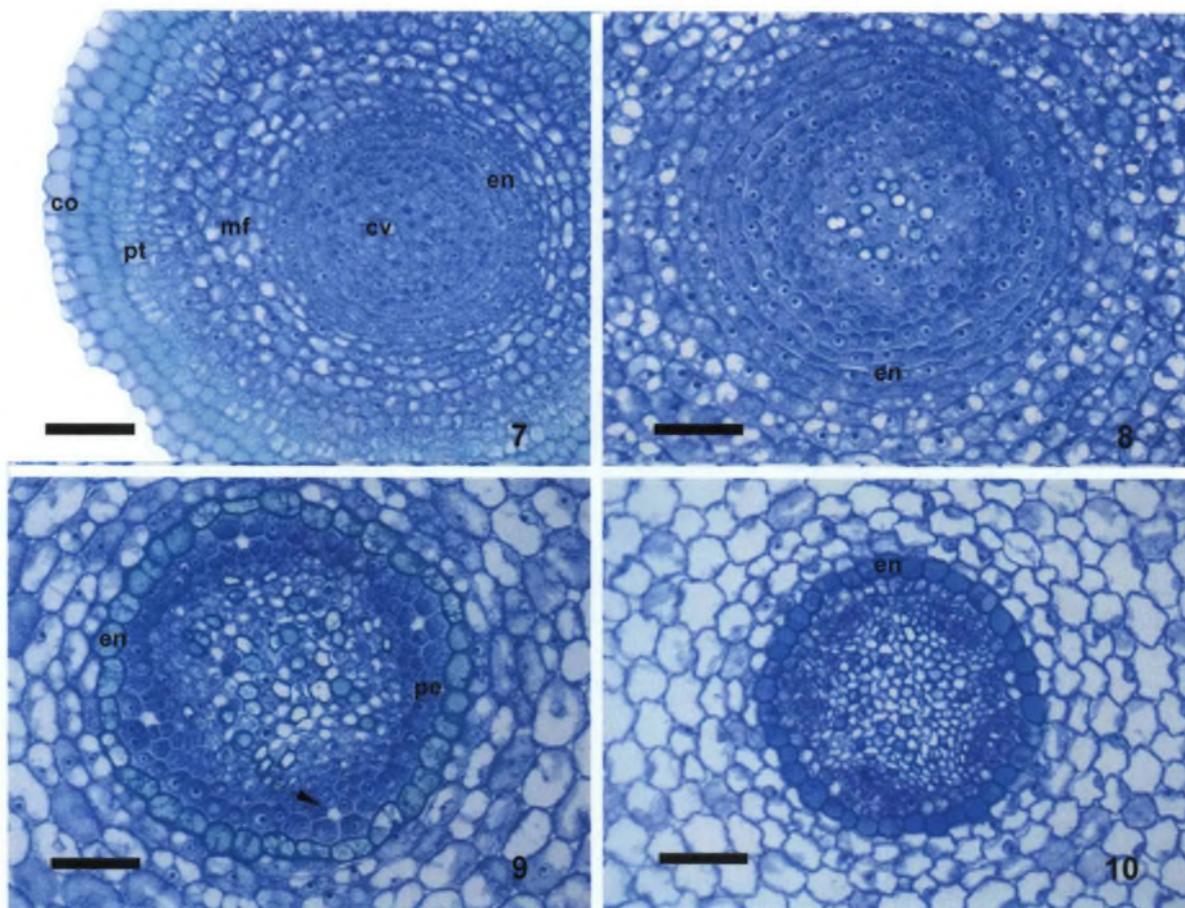
Figuras 3 a 6. Secções longitudinais do ápice radicular; 3. Raiz lateral da planta do tratamento controle; 4. Região do promeristema da raiz lateral da planta do tratamento controle evidenciando a camada mais externa (1) que origina a epiderme e coifa (co), a camada intermediária (2) e a camada interna (3) que forma o procâmbio (pc); 5. Raiz lateral da planta do tratamento alagado; 6. Raiz adventícia da planta do tratamento alagado. Barras 3, 5 e 6 = 200 μ m. Barra 4 = 50 μ m.



Nas plantas dos tratamentos controle e alagado, o ápice radicular ainda envolvido pela coifa, em secção transversal, apresenta-se com quatro a cinco camadas de coifa com células de conteúdo denso; protoderme unisseriada constituída por células de paredes delgadas e citoplasma denso; córtex composto de meristema fundamental, proendoderme e cilindro central constituído de procâmbio (Figura 7). Neste estágio de desenvolvimento, o córtex possui células em início de diferenciação, com vacúolos e espaços intercelulares pequenos. Nesta região, a camada proendodérmica sofre divisões periclinais originando células corticais (Figura 8). Segundo SOUZA (2003), em certas espécies de Liliopsida (Monocotyledoneae), as raízes podem apresentar endoderme meristemática ou proendoderme, cujas células se dividem várias vezes periclinamente, formando uma região cortical interna de células enfileiradas. BONA e MORRETES (2002) observaram, para *Bacopa salzmanii* e *B. monnierioides*, que a camada mais interna do parênquima cortical (endoderme) também é meristemática e sofre divisões sucessivas, formando a maior parte do córtex.

Antes do término da coifa, inicia-se a diferenciação dos elementos vasculares, com quatro pólos distintos, sendo os elementos de tubo crivado os primeiros a se diferenciarem (Figura 9). BONA e MORRETES (2002) também verificaram que os primeiros elementos vasculares de *Bacopa salzmanii* e *B. monnierioides* começam a se diferenciar na posição onde termina a coifa. De acordo com APPEZZATO-DA-GLÓRIA e HAYASHI (2003), a diferenciação vascular tem início com uma crescente vacuolização e aumento dos elementos traqueais do metaxilema. Neste estágio de desenvolvimento, a endoderme encontra-se em diferenciação e apresenta coloração distinta do córtex, evidenciando atividade secretora (Figura 10), provavelmente de compostos fenólicos. Além disso, ela é unisseriada e suas células apresentam um arranjo mais compacto, carecendo de espaços intercelulares. Endoderme secretora também foi verificada nas raízes das plantas de *Matayba elaeagnoides* submetidas ao alagamento de 30 e 60 dias (BONA et al., 2005). A presença de compostos fenólicos e sua funcionalidade merecem ser investigada mais detalhadamente, pois pode ser uma estratégia importante na resistência a ambientes alagados, já que nestes geralmente ocorre aumento da atividade de microrganismos anaeróbios que eventualmente causam deterioração da raiz.

Figuras 7 a 10. Secções transversais do ápice radicular ainda envolto pela coifa; 7. Aspecto geral do ápice da raiz lateral da planta do tratamento alagado evidenciando coifa (co), protoderme (pt), meristema fundamental (mf), endoderme (en) e cilindro vascular (cv); 8. Detalhe da endoderme (en) com atividade meristemática na raiz lateral da planta do tratamento controle; 9. Elementos vasculares com quatro pólos distintos na raiz lateral da planta do tratamento controle. Observar endoderme (en), periciclo (pe) e elemento de tubo crivado (seta); 10. Detalhe da endoderme (en) com atividade secretora na raiz lateral da planta do tratamento alagado. Barras 7 a 10 = 50 µm.

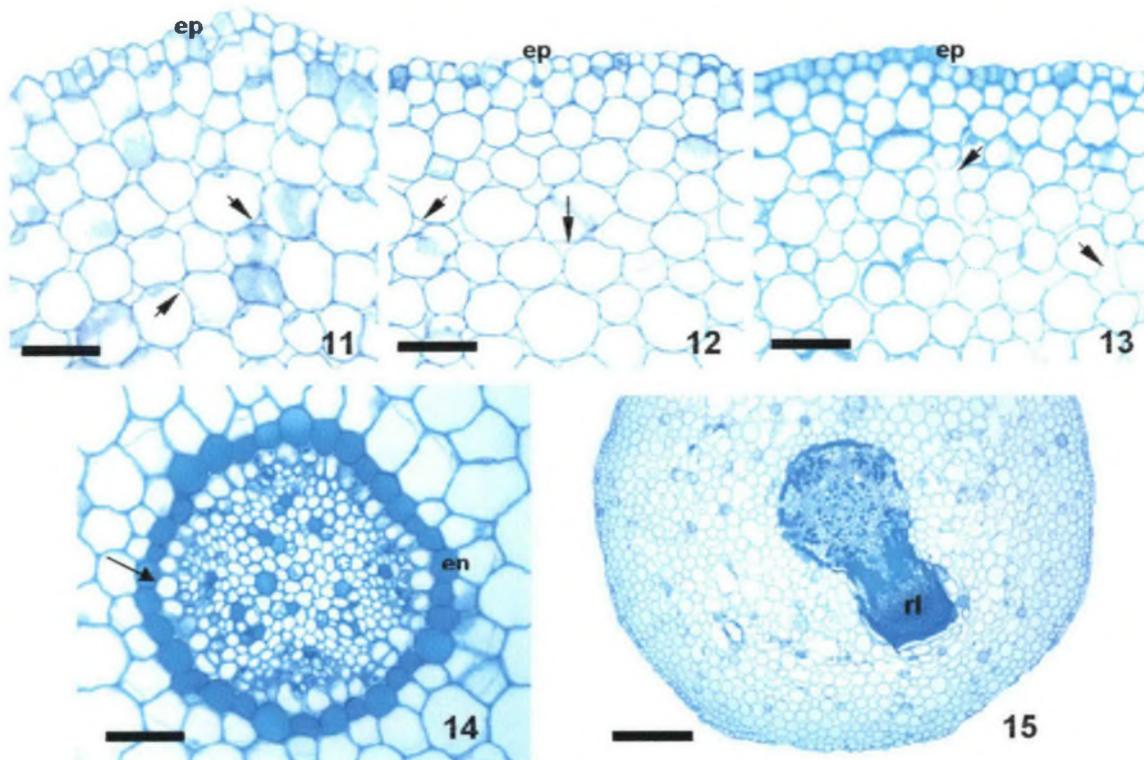


A epiderme, a um centímetro do ápice da raiz, encontra-se totalmente diferenciada, com uma camada de células de paredes delgadas. Esta não apresenta diferenças visíveis entre as plantas do tratamento alagado e controle e entre raiz lateral e raiz adventícia. Para *Matayba elaeagnoides*, as células epidérmicas também foram semelhantes nas raízes das plantas do tratamento controle e alagado por 30 e 60 dias (BONA et al., 2005). As raízes de *Bacopa salzmanii* e *B. monnieroides*, em estrutura primária, apresentam células epidérmicas estreitas e longas, além de paredes delgadas (BONA; MORRETES, 2002).

O parênquima cortical das raízes laterais das plantas do tratamento controle e alagado é composto de células arredondadas que delimitam espaços intercelulares predominantemente triangulares e semelhantes no tamanho (Figuras 11 e 12). O córtex das raízes adventícias das plantas do tratamento alagado apresenta espaços intercelulares ligeiramente maiores com formato irregular (Figura 13). Além disso, observa-se a presença de células frouxamente desorganizadas no parênquima cortical das raízes adventícias mais velhas, que provavelmente desenvolverão espaços intercelulares de maior porte, como registrado por RUBIN FILHO e MOURÃO (2002) nessa mesma espécie. Segundo JUSTIN e ARMSTRONG (1987) o padrão de arranjo hexagonal com espaços triangulares é geralmente característico de raízes e tecidos corticais, de espécies de solo não alagado e espécies de solo alagado com raízes superficiais, nos quais o aerênquima raramente se forma ou é pobremente desenvolvido. Espaços intercelulares, como meatos, lacunas e câmaras podem ser formados por esquizogenia ou lisogenia (ESAU, 1974). De acordo com JUSTIN e ARMSTRONG (1987), normalmente quando a organização das células corticais delimita espaços triangulares, o aerênquima formado é do tipo lisígeno. No caso de *Luehea divaricata*, formam-se pequenos espaços de origem lisígena, somando-se menos de 10% de área lacunar (Tabela 2). Essa porcentagem de área lacunar define o tecido como não aerenquimatoso (JUSTIN; ARMSTRONG, 1987).

Na região do cilindro vascular é possível detectar a presença de quatro pólos xilemáticos nas raízes laterais e adventícias das plantas dos tratamentos controle e alagado. Este dado corrobora com as observações feitas por RUBIN FILHO e MOURÃO (2002), os quais também verificaram raízes tetrarcas em *Luehea divaricata*. A camada externa do cilindro vascular é representada por um periciclo unisseriado (Figura 14), o qual origina raízes laterais (Figura 15). O cilindro central é formado, periféricamente, por um tecido fundamental parenquimático unisseriado denominado periciclo, que invariavelmente apresenta grande potencialidade meristemática, seja formando raízes laterais ou agindo como câmbio nas plantas que apresentam crescimento secundário (SOUZA, 2003).

Figuras 11 a 15. Secções transversais a 1cm do ápice radicular; 11. Raiz lateral da planta do tratamento controle; 12. Raiz lateral da planta do tratamento alagado; 13. Raiz adventícia da planta do tratamento alagado. Observar epiderme (ep) e espaços intercelulares (setas); 14. Raiz lateral da planta do tratamento controle evidenciando o periciclo (seta) e a endoderme com atividade secretora (es); 15. Raiz lateral (rl) originada de divisões do periciclo da raiz adventícia da planta do tratamento alagado. Barras 11 a 14 = 50 μ m. Barra 15 = 200 μ m.



O diâmetro total da raiz e das células corticais e o raio do córtex foram iguais estatisticamente entre as plantas dos tratamentos controle e alagado. Porém, o valor médio do diâmetro do cilindro vascular nas raízes adventícias difere estatisticamente quando comparado ao valor médio das raízes das plantas do tratamento controle (Tabela 1). Segundo KOLB et al. (1998), na raiz principal de *Sebastiania commersoniana* não ocorreu variação significativa do diâmetro de células do parênquima cortical entre plantas dos tratamentos controle e alagado, enquanto que nas raízes secundárias os diâmetros foram significativamente maiores nas plantas do tratamento alagado. Além disso, o diâmetro do cilindro vascular foi significativamente menor nas raízes principais de plantas do tratamento alagado, enquanto que o diâmetro total das mesmas não diferiu estatisticamente das plantas do tratamento controle.

Tabela 1 – Valores médios em μm dos diâmetros total da raiz (D_T), das células corticais (D_{CC}), do cilindro vascular (D_{CV}) e do raio do córtex (R_C) em raízes de *Luehea divaricata* submetidas aos tratamentos controle e alagado 60 dias.

TRATAMENTO	D_T	D_{CC}	D_{CV}	R_C
CONTROLE	976,0 a	45,36 a	182,4 b	396,8 a
ALAGADO RAIZ ADVENTÍCIA	1108,8 a	40,14 a	244,8 a	432,0 a
ALAGADO RAIZ LATERAL	838,4 a	40,91 a	196,8 ab	320,8 a
Coeficiente de Variação (%)	23,66	12,97	16,14	26,35

NOTA: As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A área lacunar, bem como a porcentagem de área lacunar, não aumentaram significativamente no parênquima cortical das raízes laterais e adventícias das plantas do tratamento alagado quando comparadas às raízes das plantas do tratamento controle (Tabela 2). Além disso, a porcentagem de área lacunar, tanto nas raízes adventícias quanto nas raízes laterais das plantas do tratamento alagado, é inferior a 10%. Segundo JUSTIN e ARMSTRONG (1987), essa porcentagem define o tecido como não aerenquimatoso.

Em plantas de *Sesbania virgata* submetidas ao alagamento foi observado um ligeiro aumento, mas também não significativo, na porcentagem e área lacunar da raiz principal (MEDRI et al, 2002). BONA et al. (2005) não encontraram diferenças significativas para *M. elaeagnoides* nas médias referentes à área de espaços intercelulares, diâmetro total da raiz, do cilindro vascular e raio do córtex.

Tabela 2 – Valores médios de área (A_L) e porcentagem de área lacunar ($\%_{AL}$) em raízes de *Luehea divaricata* submetidas aos tratamentos controle e alagado 60 dias.

TRATAMENTO	A_L (cm^2)	$\%_{AL}$
CONTROLE	0,06898 a	5,38
ALAGADO RAIZ ADVENTÍCIA	0,07342 a	7,38
ALAGADO RAIZ LATERAL	0,08825 a	8,80

NOTA: As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. O valor em cm^2 corresponde à área lacunar dos desenhos do córtex ampliados cerca de 400 vezes.

6 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos demonstram que não ocorreram grandes modificações anatômicas na estrutura celular do ápice e a um centímetro do ápice das raízes de *Luehea divaricata* Martius & Zuccarini. Desta forma, pode-se afirmar que as alterações morfo-anatômicas mais evidentes foram: formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias, desenvolvimento da coifa e aumento significativo do diâmetro do cilindro vascular nas raízes adventícias das plantas do tratamento alagado.

As características anatômicas da raiz de *L. divaricata* indicam claramente que essa é uma espécie que suporta períodos de alagamento de rápida duração. Portanto, sua estratégia para tolerar período de alagamento curto (60 dias) está baseada principalmente na formação de novas raízes superficiais (adventícias) e lenticelas hipertrofiadas. No caso de um período de alagamento mais prolongado (90 dias), seria necessário o desenvolvimento de aerênquima, o qual não foi observado nas regiões do ápice e a um centímetro do ápice das raízes de *L. divaricata*.

7 REFERÊNCIAS

- APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; HAYASHI, A. H. Raiz. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003. p. 267-281.
- ARMSTRONG, W. et al. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Bot. Neerl**, v. 43, p. 307-358, 1994.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular de carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore). **Acta Botanica Brasílica**, v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.
- BONA, C.; MORRETES, B. L. de. Anatomia das raízes de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. Ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (SCROPHULARIACEAE) em ambientes aquático e terrestre. **Acta Botanica Brasílica**, v. 17, n. 1, p. 155-170, 2003.
- BONA, C. et al. Efeito do alagamento na estrutura da raiz de *Matayba elaeagnoides* RADLK. (SAPINDACEAE). In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 56, 2005, Curitiba. **Anais do 56º Congresso Nacional de Botânica**. Curitiba: UFPR, 2005. 1 CD-ROM.
- BRAILSFORD, R.W. et al. Enhanced ethylene production by primary roots of *Zea mays* L. in response to sub-ambient partial pressures of oxygen. **Plant Cell & Environmental**, v. 16, p. 1071-1080, 1993.
- CARVALHO, P. E. R.. **Espécies Florestais Brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo: EMBRAPA – CNPF, 1994. p. 313-317.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1974.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.
- JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v. 106, p. 465-495, 1987.
- KOLB, R. M. et al. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, p. 305-312, 1998.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras**. Nova Odessa: Plantarum, 1992.
- MEDRI, M. E. et al. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 3, p. 261-267, 1998.

- MEDRI, M. E. et al. Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; SHIBATTA, O. A.; PIMENTA, J. A. **A Bacia do Rio Tibagi**. Londrina, 2002. p. 133-172.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; McCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**, v. 59, p. 368-373, 1965.
- PIMENTA, J. A. et al. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 19, n. 2, p. 215-220, 1996.
- RESENDE, U. M. **Análise estrutural de *Neptunia plena* (L.) Benth. (Mimosaceae) em ambiente inundado e livre de inundação, no Pantanal Mato-Grossense, município de Corumbá – Mato Grosso do Sul**. Curitiba, 1996. 131 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
- RUBIN FILHO, C. J.; MOURÃO, K. S. M. Alterações anatômicas em plantas jovens de *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (TILIACEAE) submetidas ao alagamento do solo. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 53, 2002, Recife. **Livro de resumos**. Recife: Editora Universitária, 2002. p. 158-158.
- SCHUSSLER, E. E.; LONGSTRETH, D. L. Changes in Cell Structure During the Formation of Root Aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (ALISMATACEAE). **American Journal of Botany**, v. 87, n. 1, p. 12-19, 2000.
- SCULTHORPE, C.D. **The biology of aquatic vascular plants**. New York : St. Martin's Press, 1967.
- SOUZA, L. A de. **Morfologia e anatomia vegetal**. Ponta Grossa: UEPG, 2003.
- SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals of Botany**, v. 51, p. 237-249, 1983.
- WATKIN, E. L. J.; THOMSON, C. J.; GREENWAY, H. Root Development and Aerenchyma Formation in Two Wheat Cultivars and One Triticale Cultivar Grown in Stagnant Agar and Aerated Nutrient Solution. **Annals of Botany**, v. 81, p. 349-354, 1998.